Trans. mycol. Soc. Japan (日菌報) **22**: 231–245, 1981

マツタケとその近縁種における“シロ”の微生物生態学的研究 X アカマツ林とハイマツ林のマツタケモドキおよび *Pinus contorta* 林の *Tricholoma zelleri**

小　川　　真**

Makoto Ogawa**: Microbial ecology of 'Shiro' in *Tricholoma matsutake* and its allied species X. *Tricholoma robustum* in *Pinus densiflora* and *P. pumila* forests and *T. zelleri* in *P. contorta* forests*

Summary

The ecological characteristics of *Tricholoma robustum* in *Pinus densiflora* and *P. pumila* forests and *T. zelleri* in *P. contorta* forest were investigated. *T. robustum* of *Pinus densiflora* forests produces fruit-bodies in circular or arc during the late autumn. The Shiros, fungal colonies of this species form sporadically at the dry sites along ridges or on hill tops where the soil is immature. The mycelial layer, resembling a felt mat, is formed in the upper layer of mineral soil beneath the litter layer, AC horizon and is 4 to 5 cm thick. Undeveloped mycelial bundles form at the edge of the Shiro. The mycelial layer around the bases of the fruit-bodies thickens and becomes a compact mat including numerous fine mycorrhizae. In the inner part of the Shiro, the permeability of soil is reduced because of the decay of mycelial mat and the desiccation of soil, but it recovers more rapidly than in the case of *T. matsutake*.

The mycorrhiza of *P. densiflora* formed by *T. robustum* has a cluster shape, consisting of black, fork-shaped mycorrhizae. The thin fungal sheath and Hartig's net structure are clearly visible. Soil microorganisms are not completely excluded from the inside of the Shiro as in the cases of *T. matsutake*.

The morphological features of the fruit-bodies and cultured mycelia of *T. robustum* from *Pinus densiflora* forests differ from those obtained from a *Pinus pumila* forest in Hokkaido. However, the ecological characteristics of them and mycorrhizae are very close to each other. *T. zelleri* collected from a *Pinus contorta* forest resembles *T. robustum* from *P. densiflora* forest not only concerning fruit-bodies and the cultured mycelium but also in terms of its ecology and mycorrhiza. More detailed studies will be necessary on the morphology and ecology of these related species.

マツタケの近縁種のひとつ，マツタケモドキ，*Tricholoma robustum* (Fr.) Ricken (sensu Imazeki) はマツタケの発生が終る11月頃，マツタケ山の尾根筋に出るきのこである．形はマツタケに似ているが,小さく,かさやじくの色が濃褐色から赤褐色で，古くなると，ひだに褐色のしみを生じる．香りがなく，煮ると黒くなるので，食用にはされていない．マツタケに似ているので，古くからマツタケノオバサン，マツタケノオジサン，オバマツタケ，オバジコウ，オジボウズなどとよばれてきた．

* IX: 日菌報 **20**: 370–382, 1979.

** 国立林業試験場土壌微生物研究室，〒300-12 茨城県稲敷郡茎崎村松ノ里１． Forestry and Forest Product, Research Institute, P. O. Box 2, Ushiku, Ibaraki 300-12, Japan.

マツタケモドキに最初に与えられた学名は *Armillaria caligata* (川村, 1925) であったが，その後今関 (1951) によって *Armillaria robusta* (A. et S. ex Fr.) Gillet に改められた．ついで，分類体系の変更にしたがって，現在の *Tricholoma robustum* にかわった．今関 (1951) が *A. robusta* をマツタケモドキに適用した根拠は *A. caligata* が日本産のマツタケに近いヨーロッパ種に与えられている名称であること，また，マツタケモドキに類似する種を欧米の記載に求めると，*A. robusta, A. facolis* および *A. zelleri* があり，中でも *A. robusta* が日本のマツタケモドキに何よりも近いということなどである．

日本産マツタケモドキはアカマツ，ハイマツ，ツガ林などに発生し (浜田, 1964; 倉石, 1953; 小川, 1978)，その中には子実体の形態や培養菌糸の特徴が異なるものも含まれている．また，著者がアメリカ合衆国北西部やアラスカで採集した *A. zelleri* (*T. zelleri*) とされる種にも，ヨーロッパの *A. robusta* の記載 (Rea, 1922) に類似するものや日本産のマツタケモドキと東欧の *A. robusta* の図 (Pilat, 1959) に酷似するものがあった．今関 (1951) がのべているように，ヨーロッパでも *A. robusta* と *A. focalis* の区別は不明瞭であり，*A. robusta* 自身にもいくつかのものが含まれている恐れがある．このようにマツタケモドキのグループの学名にはいまだに数多くの疑問が残されており，日本，ヨーロッパ，アメリカ，中国などのものを再検討する必要に迫られている．日本産マツタケモドキの学名，*Tricholoma robustum* も今関 (1951) がいうように確定的なものではない．

マツタケモドキの生態については増井 (1927) がアカマツ林に発生するものについてくわしく報告している．増井 (1927) はこの菌がアカマツに寄生的な外生菌根を形成し，土壌層にうすい菌糸層をつくること，季節によって菌糸の生長と菌根形成が変化することおよび子実体発生の状態などについて報告した．菌糸の生理的性質については倉石 (1953) がアカマツ，ハイマツ，ツガ林からそれぞれ採集された系統を用いて，マツタケと比較しながら検討している．それによると，マツタケモドキの子実体形成温度はマツタケより約3℃低く，発生時期が10月下旬から12月まで続くという．菌糸の生長は遅く，培地を褐変させ，38.5～39.5°C で瞬間的に死滅し，蔗糖 12%，酵母 0.5%，pH 4.5～4.9 でもっともよく生長するとしている．菌糸やコロニーの形態，生理的性質などもいくつかの点でマツタケと明瞭に異なっている．

ここでは上述の増井 (1927) のアカマツ林での調査結果を補足し，ハイマツ林の *T. robustum* と *Pinus contorta* 林の *T. zelleri* の2例を加えて，それらの生態的性質を記載する．ここにとりあげた *T. zelleri* は北米産の数系統の中でも子実体の形態がもっとも日本産のマツタケモドキに似ているものである．他の系統および未調査の近縁種については調査終了次第報告する予定である．なお，調査方法は従来報告してきたものと同じである (小川, 1975a)．なお，ハイマツ林と *T. zelleri* の場合にはシロの微生物相調査を行なわなかった．

A. *Tricholoma robustum, Pinus densiflora* forest マツタケモドキ，アカマツ林，京都市岩倉，尼吹山，1966年12月1日．

1. 調査地の概況

マツタケモドキを発生するアカマツ林は京都市近郊に見られる典型的なマツタケ山である．マツタケモドキの発生地は海抜200～300mの小丘陵の尾根である．アカマツの樹令は約70年，立木密度は3000本/haで，生育は不良である．中層と下層にはネズミサシ，コバノミツバツツジ，モチツツジ，ナツハゼ，ネジキなどの乾生植物が多く，ヒノキ，ヒサカキ，ソヨゴなども

混在する．林床にはコシダ，チガヤ，コウヤボウキなどが点在し，地衣類におおわれることが多い．

土壌はグレイチャートを母材料とする石礫の多い埴壌土で，基岩が露出する．落葉が少なく，Ao 層と A 層はほとんど認められず，裸地に近い．表層は礫に腐植が混入したうすい Ac 層である．Ac 層の pH は 4.6 である．Ac 層と C 層はかたく，土壌は乾燥しており，マツの細根は深さ 10 cm 以下にはほとんど分布しない．

2. マツタケモドキのシロ

マツタケモドキのシロは尾根ぞいに点在しており，斜面にはほとんど見られなかった．マツタケのシロほど密度は高くなく，子実体の発生も図 1 に示すように本数が少なく，孤状や線状であった．

子実体発生位置の落葉を除くと，表面が褐色の被膜状になった菌糸層が認められた．菌糸層の先端は凹凸がはげしく一様な生長は見られなかった．子実体発生位置から内側では菌糸が白色の粉体状になり始めており，そのさらに内側では菌根の分解が始まっていた．シロ内部の土壌の乾燥は著しく，強い不透水層が形成されていた．

図 2 にシロの断面を示す．菌糸層は落葉，LF 層の直下まで上昇し，Ac 層と C 層の表層に

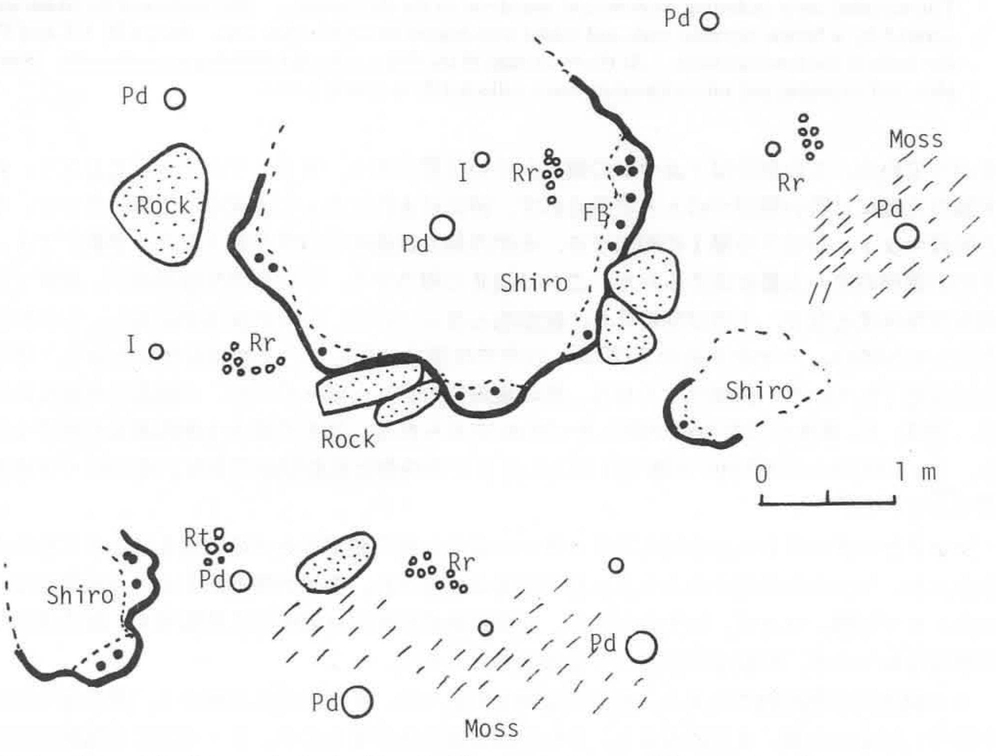


Fig. 1. Shiro of *Tricholoma robustum* in *Pinus densiflora* forest. Dec. 1, 1968. Iwakura, Kyoto.
The front of boundaries of active mycorrhizal zones are indicated by thick solid lines, and theboun daries between active mycorrhizal zones and decaying zones by thin dotted lines. FB ●: positions where fruit-bodies occurred in 1968. Pd: *Pinus densiflora*, Rr: *Rhododendron reticulatum*, I: *Ilex pedunculosa*.

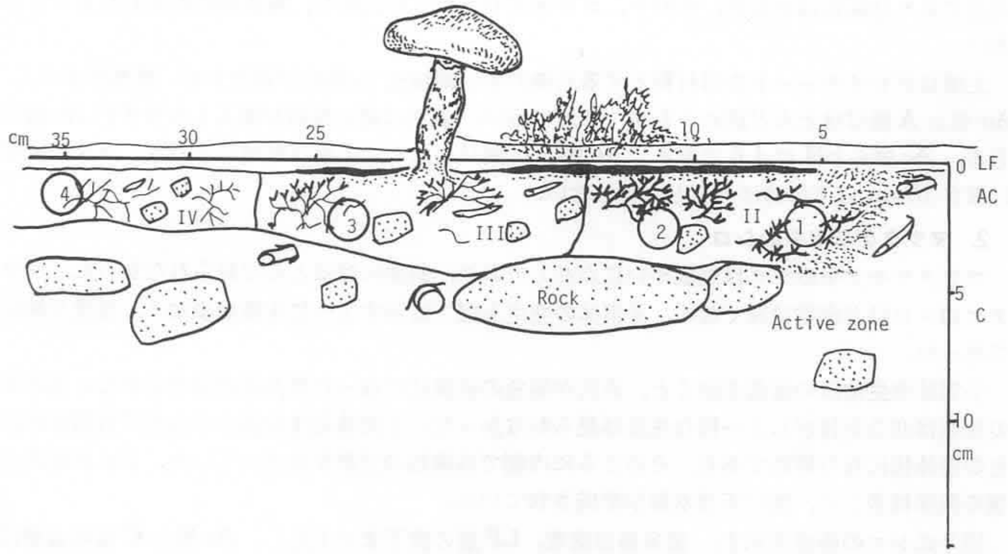


Fig. 2. Profile of Shiro of *Tricholoma robustum* in *Pinus densiflora* forest. Dec. 1, 1968. Iwakura, Kyoto. The mycelial layer including mycorrhizae was dense in the AC horizon. The surface of the Shiro was covered by a brown mycelial mat, and initial fruit-bodies formed on this mat. Zones II, III and IV are zones of the mycelial layer. At the front edge of the Shiro, mycelial strands grew outwards. Samples used to isolate soil microorganisms were collected from points 1 to 4.

広がっていた．この部分はアカマツの細根が多い位置である．マツタケの場合とことなり，菌糸層の先端には若い菌根がほとんど見られず，菌糸は束状になって土壌中に広がっていた．この層はマツタケの場合の層Ⅰに相当する．その内側では菌糸の密度が高くなり，黒色，フォーク状の菌根の束が大量に認められた．これは層Ⅱに相当する．子実体発生位置の下，層Ⅲでは菌糸が粉体状となり，土壌は細粒化し，灰白色となっていた．菌根の基部が徒長し，しおれ始めたものが多い．シロの先端から 27 cm 以内では菌糸は見えず，土壌は粉体状となり，不透水性は低下していた．菌根はなくなり，根の繊維質の断片が残っていた．この部分を層Ⅳとする．層Ⅰ，Ⅱ，Ⅲまでは菌糸層が深さ 4～5 cm であったが，層Ⅳではイヤ地の部分がうすくなり，シロの先端から 60 cm 内側ではほとんどシロの外側と見わけがつかないほどにイヤ地が消失していた．

マツタケモドキのシロの中におけるアカマツの太い根の頻度はシロの外側とほとんどかわらなかった．マツタケの場合のように主根の生長が促進され，根量が増加するという現象はなかった．ツツジ類，ソヨゴ，ヒサカキなど，他の植物の根はシロの中でも枯死せず，地上部にも影響はなかったが，細根が多少徒長する傾向が見られた．

シロの生長を季節的にみると，規則的な動きがあった．冬には生長が停止し，菌糸束も菌根も増加しなかったが，4月になると，シロ先端の菌糸束が多くなり，5・6月には菌根形成が盛んとなった．イヤ地の消失は早く，5月には前年の子実体発生位置でも不透水層が消え始めていた．菌根の量は夏から秋にかけて増加し，秋にはフォーク状の菌根の集団がマット状に形成された．菌根は地表面にむかって並んだように形成され，厚い白色から褐色の菌糸のマット

におおわれた．子実体発生時には菌糸のマットが厚くなり，落葉の直下にまで達し，部分的に濃褐色となった．このマットの中にできた子実体が生長するにつれて，菌糸層はくずれ，急速に土壌が乾燥した．シロの先端にはたえず，菌糸束からなる層があり，シロの内側ではイヤ地の消失が早いので，菌糸層の幅は見かけ上つねに 15～20 cm にすぎなかった．

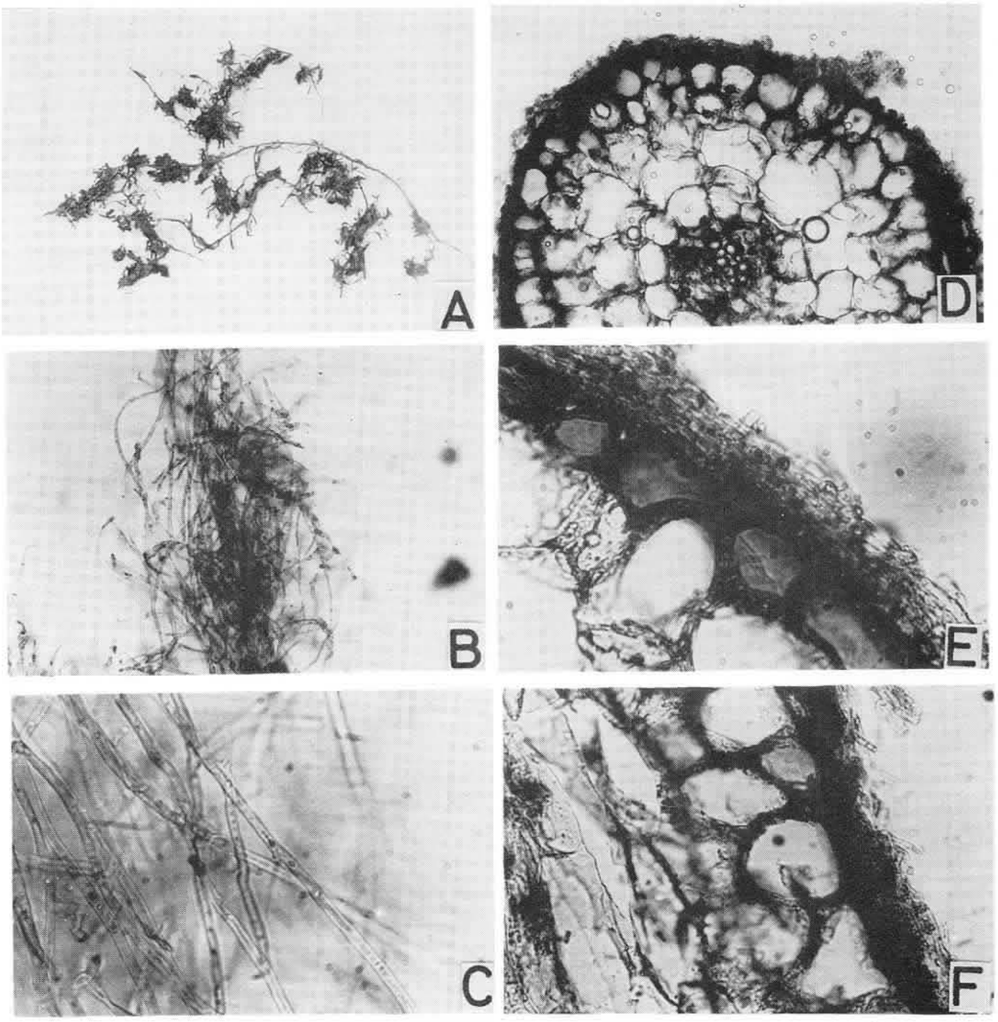


Fig. 3. Mycelium of *Tricholoma robstum* in soil, and mycorrhizae on the roots of *Pinus densiflora*.

A. Mycorrhiza on the roots of *Pinus densiflora*. The fine roots of the pine were elongated and branched due to the fungal infection, and the tops of these roots were forked and black.

B. Hyphae in soil. This fungus formed undeveloped mycelial bundles at the front edge of the Shiro.

C. Cultured hyphae.

D. A cross section of the mycorrhiza. No thick fungal sheaths were formed, and tannin-like substances had accumulated in the epidermal cells and outer cortical layers.

E. The fungal sheaths were thin, and the epidermal cell walls black.

F. The epidermal cells were crushed by hyphal invasion, as the hyphae entered the intercellular spaces between cortical cells.

3. マツタケモドキがアカマツにつくる菌根

菌根については増井（1927）が詳細に報告しているが，マツタケの菌根とは形態的にかなり異なっている（小川, 1975b）. 図3, A に示すように菌糸が主根をおおうこともあるが，主根は菌根化せず，発根がよくなることもない．菌糸は主として，発根しはじめた側根に着生し，根の分岐生長をうながしながらフォーク状の外生菌根をつくる．マツタケモドキの菌糸束は図3 B のように発達がわるく，C に見るような枝分れの少ない菌糸が集合しただけのものである．この菌糸が根の表面につくと，根は D のように表皮にタンニンを集積し，黒変する．しだいに菌糸の密度が高くなり, E のように根の表面にうすい菌鞘が形成される．菌鞘がうすいので，この菌根は全体として黒色から黒灰色に見える．菌糸は表皮細胞の間隙に侵入するが，発達したハルティヒネットの形成はない．菌根が古くなると，菌糸は F に見るように皮層細胞の間隙にまで侵入する．ただし，細胞内への菌糸の侵入はない．

側根に菌糸がつくと，根は次々と叉状に分岐し，徒長するので，フォーク状の菌根が集まったふさ状になる．この菌根の塊は厚い菌糸層の中にできるので，容易に分解できないほどかた

Table 1. Microbial flora in Shiro soil of *Tricholoma robustum* in *Pinus densiflora* forest. Dec. 1, 1968. Iwakura, Kyoto.
Samples used to isolate soil microorganisms were collected from the points on the Shiro profile shown in Fig. 2. Soil microorganisms were isolated by the dilution plate and soil smear methods on peptone-dextrose plus yeast extract medium. Details of the soil smear method have been described in the previous paper (Ogawa 1977) and the results are indicated by the percentages. The total inoculum points numbered 50.

A. Dilution plate method:

Microorganisms \ Sampling point	1	2	3	4
Trichoderma spp.		5	9	19
Mortierella sp.	195	172	131	171
Mucor sp.		1	3	2
Penicillium spp.		1	11	
Aspergillus sp·			3	
Bacteria	+	++	++	+++
Number of fungal species	1	4	6	4

B. Soil smear method:

Microorganisms \ Sampling point	1	2	3	4
Trichoderma spp.	24	14	14	12
Mortierella sp.	28	48	42	28
Mucor sp.	8	10	4	6
Penicillium spp.	12	12	24	26
Aspergillus sp.			14	
Other spp.		12		
Number of fungal species	4	6	5	4

いマットになる．菌根が古くなるにつれて，その基部が徒長し，先端が黒色，フォーク状で基部が赤褐色のもろい菌根となる．子実体の発生が終る頃にはこの黒色の先端部分が脱落し，繊維状の基部だけが残る．菌根の寿命は短かく，5・6月に形成され，11月には枯死する．

4. シロの微生物相

マツタケモドキのシロから分離された微生物を表1のAとBに，試料の採取位置を図2に示す．希釈平板法によって分離すると，シロ先端の層ⅠとⅡの境界からは *Mortierella* sp. だけが分離された．シロの外側に多い *Trichoderma* や *Penicillium* は分離されなかった．ただし，土壌塗布法によると，糸状菌の種類が増加し，マツタケの場合のような明瞭な微生物の排除作用は認められなかった．層Ⅱと層Ⅲでは *Mortierella* sp. が多く，*Trichoderma* など，他の糸状菌の出現率が下る傾向が見られたが，種類数の減少はなかった．層Ⅳでは *Trichoderma* がいく分増加するように見えた．細菌についてみると，シロの先端で少なく，層ⅡとⅢでも抑制されていたが，層Ⅳでは増加した．層Ⅳでイヤ地が消失しはじめていると思われる．

菌根から糸状菌を分離すると，フォーク状の黒色の菌根からは *Mortierella* sp. と根面生息性の菌の数種が分離された．しかし，基部が赤褐色になった古い菌根からは *Trichoderma* が分離されることから，菌根の微生物排除作用はマツタケの場合ほど強くないものと思われた．

5. 子実体と培養菌糸

マツタケに類似するが，小さく，かさとじくの色は赤褐色から濃褐色である．ときにかさの表面がわれることがある．つばはマツタケほど明瞭でなく，ひだには褐色の斑点が出ることがあり，全体にやや褐色がかっている．じくの先端は細く，とがっている．マツタケ特有の香りはなく，無味．子実体の発生時期はアカマツ林では10月下旬から11月中旬となる．

培養菌糸の生長は遅く，培地を褐色にかえる性質がある．白色の空中菌糸は少なく，図3のCに見るように菌糸にはクランプ コネクションがない．

B. *Tricholoma robustum, Pinus pumila* var. *yezoalpina* forest.　マツタケモドキ，ハイマツ林，北海道雌阿寒岳5合目，1966年9月12日．

1. 調査地の概況

この調査地は先のハイマツ林に発生するマツタケに関する報告（小川，1976）に記載したので省略する．

2. マツタケモドキのシロ

マツタケモドキのシロは熔岩からできた小尾根にはさまれた沢に点在していた．沢には約1mの厚さに砂礫が堆積しており，ハイマツの樹高は約2mと生育は良好であった．林床にはハイマツの落葉がうすく堆積し，エゾノイソツツジ，コケモモ，ガンコウランなどが群生していた．

子実体は図4のように不完全な環状発生を示し，子実体発生位置から菌糸層の先端までは5～35 cmと不規則であった．落葉の直下には白色の菌糸層が広がっていたが，アカマツ林の場合と同様，その先端は一様にならず，シロ内部のイヤ地の消失も早かった．他の場所でも子実体が環状発生することはなく，線状か群状に発生していた．

シロの断面を図5に示す．新鮮落葉と粗腐植層の厚さは1～2 cmで，砂礫層の表層に腐植が混入する程度で，AC層とよべるほどの層も見られなかった．菌糸層の先端では束状の発達の悪い白色の菌糸束が広がり，その幅は約5 cmであった．層Ⅱになると菌糸の密度が高くな

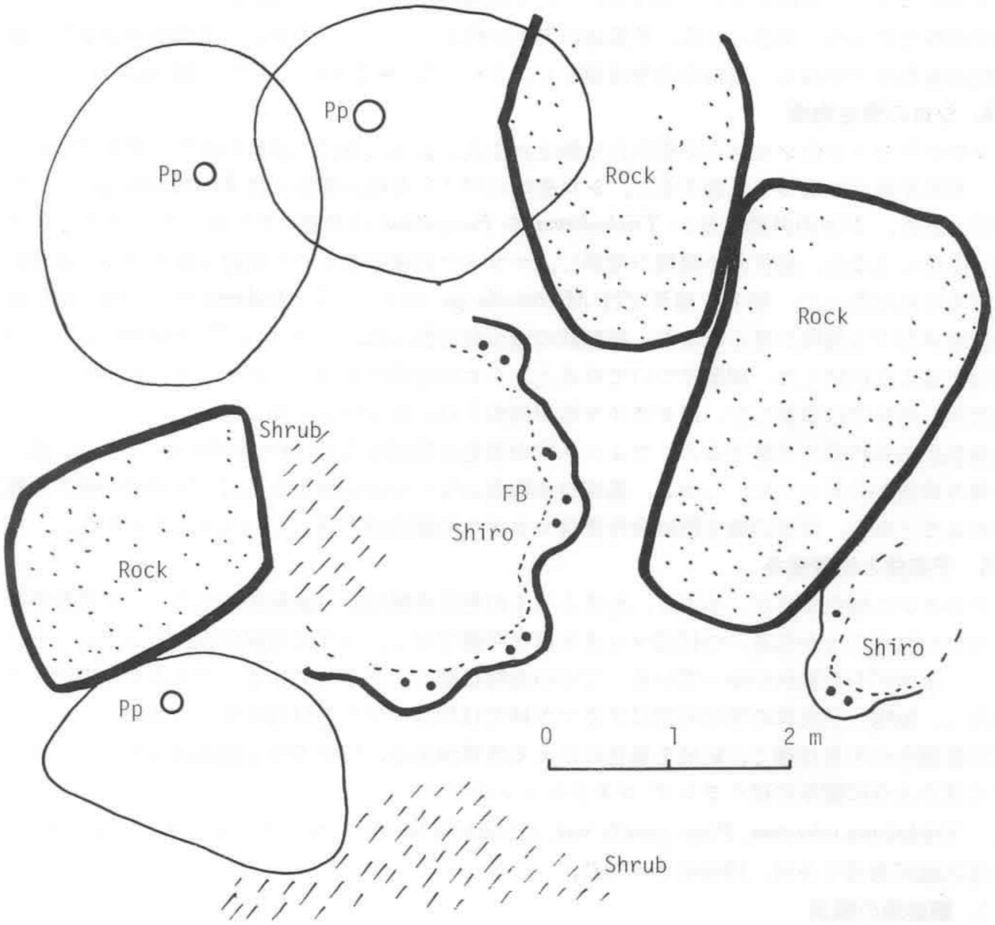


Fig. 4. Shiro of *Tricholoma robustum* in a *Pinus pumila* forest. Sep. 12, 1966. Mt. Meakan, Hokkaido. The front boundaries of active mycorrhizal zones are indicated by thick solid lines, and the boundaries between active mycorrhizal zones and decaying zones by thin dotted lines. FB ●: positions where fruit-bodies occurred in 1966. Pp: *Pinus pumila*. The pine crowns are indicated by the circles.

り，厚さ約 3 cm のマット状となった．その中ではフォーク状の黒色菌根が増加したが，若い主根は見られず，樹皮の形成された根から多数の菌根が塊状になって生長していた．層Ⅲでは菌糸が綿毛状となり．土壌が乾燥し始め，菌根の基部が徒長し始めていた．菌糸層の先端から25cm以内では土壌がかわき，菌糸は粉体状になり，菌根も分解していたが，このイヤ地部分は幅約 10 cm と狭かった．菌糸層の先端から 70 cm 以内ではイヤ地が完全に消失していた．

子実体形成時には菌糸が粗腐植層の中まで上昇し，部分的に褐色となる被膜状の構造をつくる．このために，シロの内部では粗腐植層が灰白色になったところが見られた．

なお，マツタケモドキがハイマツに形成した菌根の形態はアカマツの場合と酷似するので，省略する．

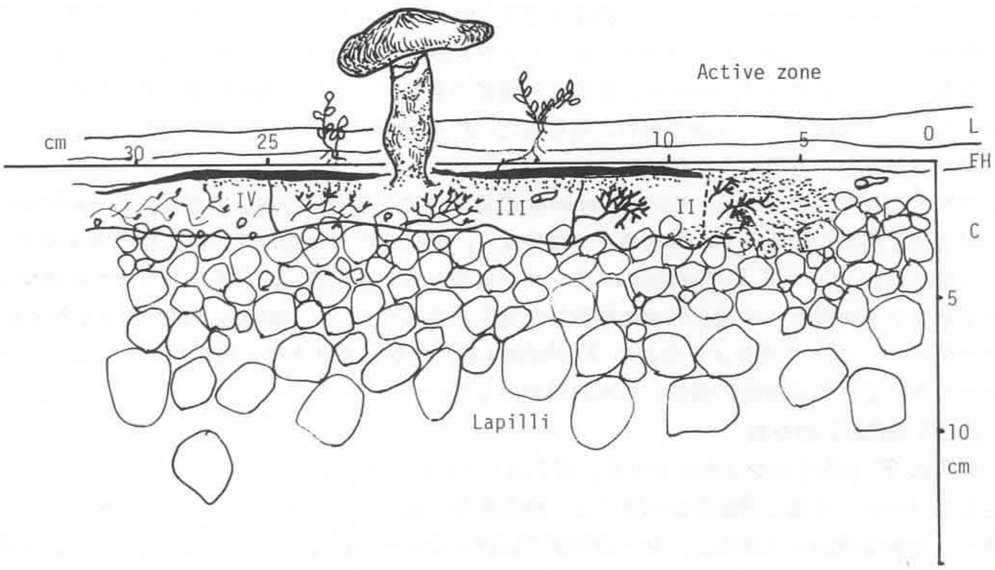


Fig. 5. Profile of Shiro of *Tricholoma robustum* in *Pinus pumila* forest. Sep. 12, 1966. Mt. Meakan, Hokkaido. The mycelial layer and mycorrhizae formed in the upper soil horizon consisting of fine sand and lapilli. The surface of the mycelial layer was covered by a thick, brown mycelial mat. Zones II, III and IV are those of the mycelial layer. The mycelia grew in lapilli, and mycelial strands grew outwards at the front boundary of the Shiro.

3. 子実体と培養菌糸

ここで採集されたマツタケモドキの子実体はアカマツ林のものに比して赤褐色がつよく，りん皮の発達が著しい．かさやじくの表面はけば立っており，かさの表面には時に大きなき裂が見られる．つばは子実体が大きくなるにつれて不明瞭となるが，アカマツ林のものにくらべると，いく分厚い．ヒダは白色で，古くなると，褐色の斑点を生ずる．香りはなく，無味．胞子の大きさや形はアカマツ林のものと大差なかった．じくの先はとがり，全体に形は小さく，アカマツ林のマツタケモドキによく似ているが，色やリン皮の発達程度は一見して異なる．

培養菌糸の生長はマツタケやアカマツ林のマツタケモドキにくらべて速い． 菌糸は絹糸状で，クランプ コネクションを欠き，アカマツ林のマツタケモドキにくらべてやや太い． 空中菌糸が多く，培地を褐変させる性質がある．培養菌糸についてみる限り，アカマツ林のものとかなり異なっている．

C. *Tricholoma zelleri, Pinus contorta* 林 Sand lake, Oregon, U. S. A. 1972年11月5日

1. 調査地の概況

T. zelleri の中で日本産のマツタケモドキに似た種は主として北米の西海岸地帯，オレゴン州，ワシントン州およびブリティッシュ コロンビア地方の海岸砂丘や山地の *Pinus contorta* 林に発生する． *T. zelleri* が発生する *P. contorta* の林分はいずれの地方でも生長の悪い疎林で，乾燥しており，ほとんど下層植生を欠く．海岸砂丘の場合には腐植の混入が少ない未熟な砂土に，カスケード山脈や内陸部では熔岩礫や浮石の層からなる未熟土壌に成林した林である．

調査を行った *P. contorta* の林分は海岸から数 km 内陸に入った安定した砂丘の上にあり，*P. contorta* の立木密度は約2, 000本/ha と低く，ツツジ科の灌木以外，下層植生はほとんど認められなかった．地表には *P. contorta* の落葉が一様につもっているが，裸地状態の場所が林内に点在していた．所によっては砂の移動が見られた．*P. contorta* 林の景観は我国の海岸に分布するクロマツ防潮林のものによく似ていた．

マツタケモドキのシロは一般に *P. contorta* の林分内にまばらに分布しており，*T. ponderosum* の場合ほど集中しなかった．環状のシロは少なく，調査を行った1972年の秋には子実体の発生も少なかった．近くに *T. ponderosum* のシロが見つかることも多く，日本のアカマツ林のマツタケとマツタケモドキの組合わせに類似した発生が見られた．*P. contorta* の林からはキシメジ，マツシメジ，シモフリシメジなどの *Tricholoma* 属やマツバハリタケと思われるものなど，クロマツ林に発生する菌類に類似したものが発生していた．

2. *T. zelleri* のシロ

図 6 に *T. zelleri* のシロの広がりを，図 7 にシロの断面を示す．子実体は弧状から群状に発生していたが，落葉と表面の砂を除くと，白色の菌糸層がほぼ環状に広がっているのが認められた．シロを表面から見ると，シロの先端では菌糸の密度が低く，内側になるにつれて，密度が高くなり，子実体発生位置では褐色がかったマット状となった．シロの先端から 30～40 cm 内側では砂がかわき，菌糸層が消えて粉体状になり，不透水層が認められた．この層の内側では急に不透水層が消え，イヤ地は消失していた．

広い範囲にわたって，表層の砂をのぞいてみると，シロの先端はところどころで切れており，菌糸の拡大生長は一様ではなかった．マツタケモドキの場合と同様，細根の多い場所ではシロが順調に拡大するが，根の少ない場所では菌糸がのびず，シロが欠けることが多い．

シロの断面をみると，菌糸層は落葉と厚さ約 3 cm の砂の層におおわれており，菌糸層の先

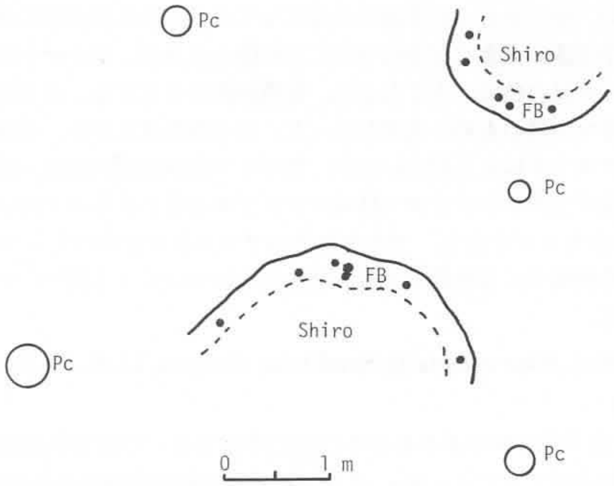


Fig. 6. Shiro of *Tricholoma* (*Armillaria*) *zelleri* in *Pinus contorta* forest. Nov. 5, 1972. Sand Lake, Oregon. The front boundaries of active mycorrhizal zones are indicated by thick solid lines, and the boundaries between active mycorrhizal zones and decaying zones by thin dotted lines. FB ●: positions where fruit-bodies occurred in 1972. Pc: *Pinus contorta*.

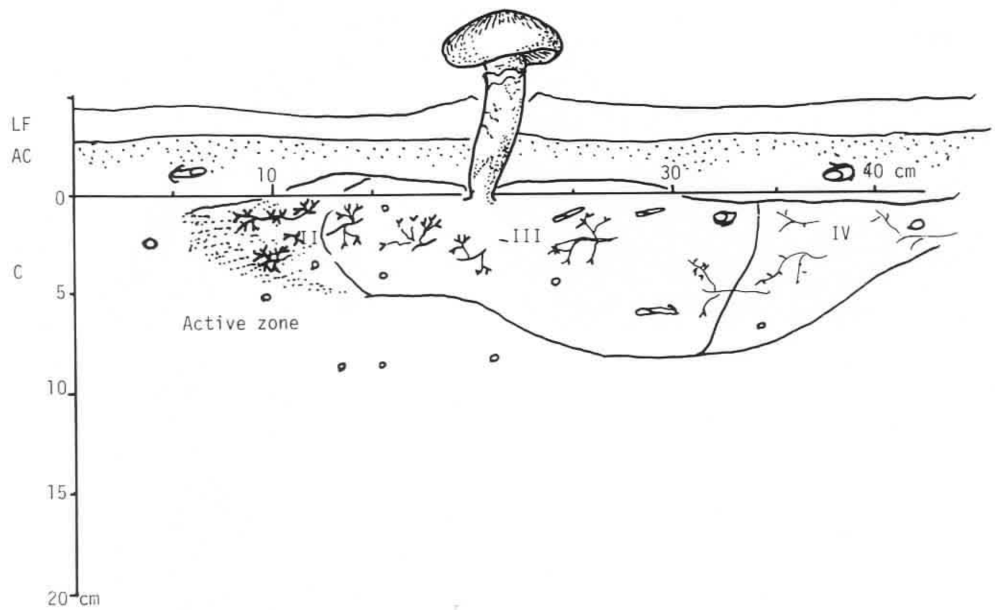


Fig. 7. Profile of Shiro of *Tricholoma* (*Armillaira*) *zelleri* in *Pinus contorta* forest. Nov. 5, 1972. Sand Lake, Oregon.
The mycelial layer and mycorrhizae were formed in sand, which covered the mycelial layer. The mycelia grew in wet sand region at a depth of 3 to 10 cm. The thick, brown mycelial mat did not form over the surface of the mycelial layer. Zones II, III and IV are zones of the mycelial layer. At the front boundary of the Shiro, the mycelial bundles grew outwards.

端はさらに深く入っていた．シロの先端では発達の悪い白色の菌糸束が砂をかためながら前方へと広がり，その幅は3〜5 cmであった．その内側ではフォーク状からサンゴ状の黒色菌根が形成されており，菌糸の密度は高く砂が塊状となった．これは層IIにあたる．子実体発生位置の下では菌糸がわずかに上昇し，かたいマット状になっていた．下方へも広がるので，菌糸層の厚さは7〜8 cm，幅は約18 cmと大きい．菌根は徒長し，菌糸は綿毛状となり，砂は乾燥しはじめていた．この傾向はシロの内側にむかうほどつよく，シロの先端から25 cm内部ではイヤ地化が認められた．層IIIから層IVへの移行は連続的であった．菌糸が粉体状になり，分解し始めた根の断片を含んでいる層IVはシロの内側へむかうほど浅くなり，シロの先端から50 cm内側ではイヤ地が消え，砂がやや灰白色に見える程度であった．イヤ地の消失は急速であった．このシロの断面形態は一見してマツタケモドキの場合と酷似していた．

3. *T. zelleri* が *P. contorta* に作る菌根

T. zelleri が *P. contorta* の根に形成する菌根と菌糸束および菌根の内部構造は図8に示す．

菌根の外形は図8，Bに示すようにマツタケモドキがアカツに形成するものに類似している．図8，Cのように菌糸が束状に集まっただけの菌糸束ができ，これが根にそってのびる．側根が発根すると，菌糸が根をつつみ，図8，Dのようなうすい菌鞘をつくる．菌根は菌鞘をつけたまま徒長し，長いフォーク状になる．次々と発根するので，分岐した菌根が増加し，ふさ状にかわる．古くなると，早くに菌糸が侵入した基部の表皮と皮層が菌糸をつけたまま剝離し，

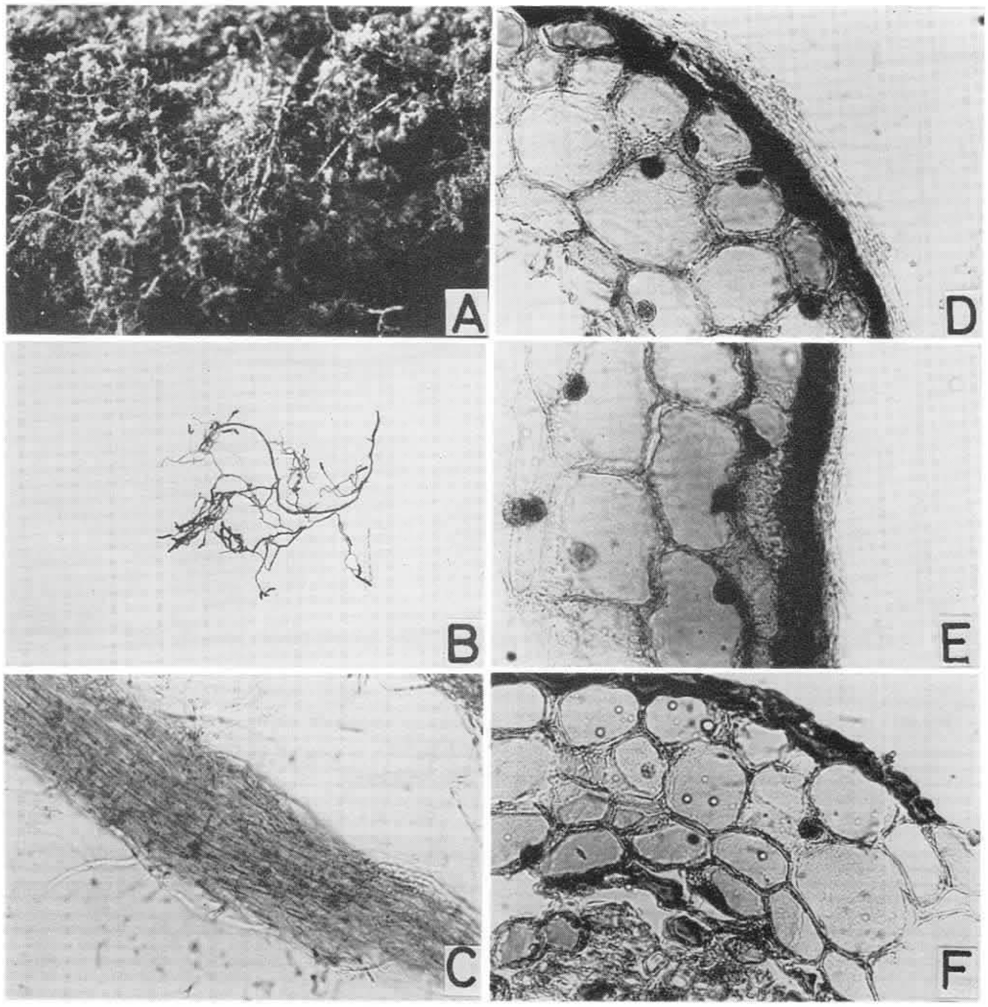


Fig. 8. Mycelium of *Tricholoma* (*Armillaria*) *zelleri* and mycorrhizae on the roots of *Pinus contorta*.
A. Mycorrhizal mass formed in sand.
B. Fine pine roots elongated and branched. The tops of the mycorrhizae were black, and forked or rod shaped.
C. Mycelial bundle of the fungus in sand.
D. Cross section of the mycorrhiza. The fungal sheath was thin, and the epidermis black due to the hyphal invasion.
E. Cross section of an older mycorrhiza. The fungal sheath disappeared from the root surrfaces, and tannin-like substances had accumulated in the cortical cells.
F. The hyphae invaded the intercellular spaces of the outer cortical cells, and thus crushed the epidermal cells.

内鞘以内の部分が残る（図 8 , F）．そのために図 8 , B の中に見られるような柄の細い先端の黒いフォーク状，または棒状の菌根ができる．このような菌根は枯死寸前のものである．

菌根の内部構造をみると，若い菌根では図 8 , D に見るように，うすいが，完全な菌鞘の形成が見られる．菌糸の侵入によってタンニンの集積が起こり，表皮細胞はくずれて黒変し，皮

層細胞にも褐色の物質がたまる．菌糸は細胞間隙に侵入し，皮層の2層，深い場合には3層目にまで達する．図8,Eのように細胞壁にそってほぼ完全に侵入すると思われるが，外生菌根に多い典型的なハルティヒネットの形成はない．古くなると，図8,Eに見られるように細胞間隙の菌糸も消失し，菌鞘もなくなる．内鞘に離層ができて，表皮と皮層が分離する．

この菌根の形態や菌糸の侵入の様式，菌根の形成過程などは先に述べたマツタケモドキの菌根の場合によく似ている．

4. *T. zelleri* の子実体と培養菌糸

子実体の形態は日本のアカマツ林に発生するマツタケモドキに似て，小さく，じくも短かい，かさは直径5～7 cm，じくの先端からかさの頂点までは5～8 cmとなり，かさの直径と子実体の高さがほぼ1：1となる．かさの色は濃褐色で鱗皮の発達がよく，ひびわれを生じ，うろこ状になる．かさの下部も褐色が濃く，ベールはうすい．ひだはやや褐色がかった白色で，古くなると，しみを生ずる．子実体が若い時はベールが見られるが，かさが開くとすぐ切れるので，つばは小さい．じくにも褐色の鱗皮が多い．じくはつばの下でふくらみ，ついで急に細くなる．じくの先端はとがる．胞子の形や大きさはマツタケモドキのものとほぼ同じである

子実体の組織や胞子から菌糸を分離培養することは容易である．合成培地やグルコーズ，乾燥酵母など，マツタケなどを培養する培地で，菌糸は充分生育できる．コロニーの中心では気中菌糸が見られるが，全体の菌糸の密度は低い．菌糸の生長もおそく，1カ月で1 cm前後生長するにすぎない．培養期間が長くなるにつれて，菌糸の生長がとまり，コロニーの一部だけが生長するようになる．また，培地を褐変させたり，菌糸の一部が褐色になることも多い．菌糸にはクランプ コネクションがなく，培地中でも短かい菌糸束の形成が見られる．

考　　察

日本産のマツタケモドキや *T. zelleri* が広葉樹林から採集された記録はなく，いずれも寄主植物はアカマツ，ハイマツ，ツガ，*Pinus contorta* などの針葉樹である．ヨーロッパの *T. robustum* や *T. focale*, 北米の *T. zelleri* など，日本のマツタケモドキに類似した種はいずれも針葉樹林に発生するとされている (Smith, 1949; Pilat, 1959).

調査したマツタケモドキと *T. zelleri* の発生地はマツタケや *T. ponderosum* の発生地よりも限られており，乾燥地を好む性質がつよい（小川，1975，小川，1979）．砂や岩屑土，熔岩礫などの未熟土壌に生息し，有機物の多い熟化した森林土壌には生息しない．シロは浅く，鉱質土層の表面に形成され，環状になりにくく，林内での分布密度も低い．増井 (1927) がいうようにシロの上表が堆積腐植でおおわれ，根が侵入すると，菌糸層が腐植の中へ上昇し，菌根が上に向って形成されることもある．したがって，シロが規則的に外側へ生長せず，マツタケのような完全円に近い菌糸層ができない（小川，1975a）．シロが浅く，Ao層にまで菌糸が上昇する点はバカマツタケ（小川・小原，1978）の場合に似ている．しかし，シロの先端に菌糸束ができ，イヤ地の消失が早い点はマツタケやその他の近縁種と異なっている．シロからの微生物の排除作用も弱く，菌糸層や菌根の匂いもマツタケとまったく異なっている（小川，1975b).

菌根についてみると，主根の発根をうながす力がなく，主根に菌根をつくることもないので，菌根はマツタケと異なり，テングス状にはならない．フォーク状や棒状のものが集まったふさ状になり，菌糸とともに厚いマットをつくる．菌鞘の発達がマツタケ（小川，1975b）にくら

べてよく，通常の外生菌根にみられるハルティヒネット様の構造があるなど，マツタケとその他の近縁種よりもより一般的な外生菌根に近い菌根をつくる．この菌根の形態はアカマツやクロマツ林に発生するマツシメジやカキシメジのものに似ている（小川，未発表）．

これまでに分離培養された菌糸のうち，ハイマツ林に発生するものは多少異なっているが，菌糸束をつくり，培地を褐変させるという点で，つよい共通性をもっている．*T. robustum* と *T. zelleri* の培養菌糸も見わけがつかないほど似ており，明らかにごく近い種であるといえる．

T. zelleri のうちの *Picea-Abies* 林や *Picea* 林に多いものはここに記載したものといくつかの点で異なっている．その子実体のかさの色は見ようによっては緑色を帯びており，かさの縁部は純白に近い白色から，うすい褐色となる．じくは細長く，つばは明瞭で，どちらかといえば鱗皮が少なく，色が淡い．じくの先はとがっているが，途中がふくらむことはない．ここに報告したものとくらべると，子実体の形態は明らかに異なっており，ヨーロッパの *T. robustum* の Barla の図 (Barla. Champ. ALp. Mar., 34 (1888)（今関，1951）に似かよっている．おそらく，別種になるものと思われるが，アメリカでも同種として扱われている (Smith 1958; Miller, 1971)．

この菌は北米の海岸山脈，カスケード山脈，海岸砂丘の *Picea-Abies* 林だけでなく，アラスカの *Picea* 林にも発生する．菌糸層は浅く，Ao の中に広がる．菌糸が分解した灰白色の不透水層を形成する．菌根の形態はマツタケモドキのものによく似ているが，菌根の集団は小さく，シロは環状にならない．生態的にも多少異なる性質をもっていると思われるが，調査事例が少ないので，省略する．

ヨーロッパに発生する近縁種などの調査が完了していないので，断言はできないが，マツタケモドキ，*T. robustum*, *T. focale* および *T. zelleri* などの種は生態的性質からみると，一つのグループと見なすことができる．このグループはマツタケ，アメリカマツタケ，オウシュウマツタケのグループ，*T. caligatum* とバカマツタケのグループ，ニセマツタケのグループに対比されるものと考えられる．このグループの菌は報告や伝聞によると，分布域が広く，今後も中国大陸の各地やシベリア，ヒマラヤなどから採集される可能性が高い．

引 用 文 献

浜田　稔. 1964. バカマツタケ発見. 生活文化研究 **13**: 37–42.

今関六也. 1951. マツタケモドキについて. 植研雑 **26**: 264–266.

川村清一. 1925. 原色日本菌類図鑑. 風間書房，東京.

Kuraishi, H. 1953. Studies in mycorrhizal fungi I. Occurrence, environment and development of *Armillaria robusta*. Ecol. Rev. **13**: 159–167.

Masui, K. 1927. A study of the ectotrophic mycorrhizas of woody plants. Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ., Series B **3**: 152–278.

Miller, O. K. 1971. Mushrooms of North America. Dutton, New York.

小川　真. 1975a. アカマツ林における菌根菌-マツタケの微生物生態学的研究. I. マツタケのシロ. 林試研報 **272**: 79–121.

————. 1975b. 同 II. マツタケの菌根. 林試研報 **278**: 21–49.

Ogawa, M. 1976. Microbial ecology of 'Shiro' in *Tricholoma matsutake* (S. Ito et Imai) Sing. and its allied

species. II *Tricholoma matsutake* in *Pinus pumila* var. *yezoalpina* forest. Trans. mycol. Soc. Japan **17**: 176–187.

小川 真. 1977. アカマツ林における菌根菌―マツタケの微生物生態学的研究. Ⅲ. マツタケのシロ土壌と菌根における菌類相. 林試研報 **293**: 105–170.

————. 1978. マツタケの生物学. 築地書館, 東京.

————. 1979. マツタケとその近縁種における"シロ"の微生物生態学的研究. Ⅸ. *Pseudotsuga menziesii–Tsuga heterophylla* 林と *Pinus contorta* 林のアメリカマツタケ, *Tricholoma ponderosum*. 日菌報 **20**: 370–382.

————, 小原弘之. 1978. 同 Ⅷ, ミズナラ, コナラ林のバカマツタケ. 日菌報 **19**: 391–405.

Pilat, A., and O. Usak. 1959. Nase Houby II p. 59–61. Nakladatelstni Ceskoslovenske Akademie Ved.

Rea, C. 1922. British Basidiomycetae p. 105–111. Cambridge Univ. Press, London.

Smith, A. 1949. Mushrooms in their Natural Habitats, (Stereophotographs), Portland.

————. 1958. The Mushroom Hunter's Field Guide, The Univ. of Michigan Press, Ann Arbor.

(Accepted for publication 29 June 1981)